数理解析研究所講究録
第870巻 1994年 9-20

種間競争と配偶者選択と突然変異による種の形成と分化のモデル

大阪大学基礎工学部 倉田 耕治(Koji Kurata)
大阪大学基礎工学部 喜多村和郎(Kazuo Kitamura)

1. はじめに

現在地球上には，無数ともいえるほどの種が共存している．種とはニッチ空間上の生物個体分布のクラスターである．試みに生物がニッチ空間上に連続的に分布している世界を空想することは不可能ではない．例えば，人間とチンパンジーの間に無数の中間型が存在し，それぞれの個体は自分と比較的似た個体を配偶者として子孫を残している．しかし，あまりにかけ離れた個体との間には子供が生まれない．つまり，人とチンパンジーは明らかに違う種であるが，その境目をどこに置く合理的根拠もない．このような世界では生物は多様であるが，クラスターとしての「種」は存在しない．

このような状況にある種が現実の生物界にないとはいえないが，圧倒的多数の種は明確なクラスターを成し，類似種と

の間には画然とした差があるのが普通である.

ではこれらの多様で明確な種はどのようにして分化してきたのであろうか. 種分化を引き起こす原因としては, 地理的な隔離などの原因が考えられている. またニッチ空間における最適解がもともと離散的に存在しているのかも知れない. たしかにこれらの原因は種分化の一因であることは間違いないが, それで全ての種の形成が説明できるほど普遍的なものとは考えにくい. 進化の力学そのものにクラスター化を引き起こす原因が内在するのではないだろうか.

本論文では, 種形成をニッチ空間上での生物分布におけるパターン形成としてとらえる. ニッチの集合は連続空間を成すと考え, 簡単のため1次元ユークリッド空間とする(シミュ

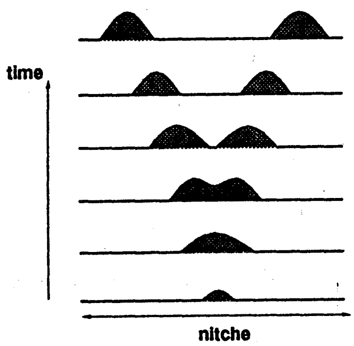

図 1　種分化の概念図

レーションでは周期境界条件を設けた).

ニッチ空間上の一匹の個体は，突然変異によって自分の周りに子孫を残し，少し離れたニッチを占める個体とは競争関係にあるとすれば，いわゆるメキシカンハット型の相互作用によってパターン形成がおこるのではないかと期待される．ところが，Lotka-Volterra競争系を連続無限種に当てはめたモデルによる簡単な計算の結果，このモデルでは，ニッチ空間上の一様な個体分布が安定であって，生物は多様に分化するが種の形成は起こらないことが分かった．

そこで，われわれは種の形成を可能にする第三の原因として性選択をとりあげる．雌には配偶者に関する好みがあり，これが遺伝し進化すると仮定した．好みを決める遺伝子は雄にもあるが発現しないとした．シミュレーションの結果，このモデルでは，種の形成，分化を確認した．

2. 競争と突然変異のモデル

まず，n種のLotka-Volterra競争系

$$\frac{dp_i}{dt} = r_i p_i \left(1 - \frac{\sum_j \alpha_{ij} p_j}{C_i}\right), \quad i = 1, 2, \cdots, n \qquad (1)$$

を考える．ここに，p_i，r_i，C_iはそれぞれ，i番目(のニッチ

を占める)種の個体数，内的自然増加率，環境収容力，α_{ij}は種iと種jの競争の強さであり，これらはすべて正数であるとする.

つぎに，種を表す変数i=1,2,・・・,nを，実数xで置き換えた連続ニッチ(連続種)モデルを考える.

$$\frac{\partial p(x,t)}{\partial t} = p(x,t)\left(1 - \frac{k(x) * p(x,t)}{C}\right), \tag{2}$$

ここでは，一様なニッチ空間でも種分化を起こすような原因を求めているので，rとCはxによらない定数，α_{ij}は，i−jの関数と考え，関数k(x)で表わすことにした. kはCとの比でモデルの中に現われるので，これ以後は一般性を失うことなく∫k(x)=1であると仮定する. これに突然変異の効果を入れると次の式を得る.

$$\frac{\partial p(x,t)}{\partial t} = (h(x) * p(x,t))\left(1 - \frac{k(x) * p(x,t)}{C}\right). \tag{3}$$

ただし，*はコンボリューションを表す. h(x)は突然変異を考慮にいれた内的自然増殖率で，次世代の個体は突然変異によって自分の周りのニッチにに，ガウス分布で広がると仮定した. 近い種ほど競争が強くなると仮定するため，k(x)もガウ

ス分布型の関数を用いた.

このようにニッチを連続変数とするのは, 種間競争の強さは各種の資源利用などの重なりに比例していると考えられるからである. 連続ニッチモデルはカリブ海のアノリストカゲの形質置換(character displacement)を説明するモデルに用いられて成功している.

式(3)は, 空間的に一様な定常解$p(x,t)=C$を持つ. ところが線形安定性解析の結果, 関数kとhがガウス型の関数である限り, この定常解は安定であることが分かった. 周期境界条件の下で行ったシミュレーションの結果も, この系では種分化が起こらないことを示唆している.

突然変異をガウス型関数によるコンボリューションでなく拡散によって表わしたモデルの解析も行ったが, 同様の結果を得た.

3. 配偶者選択を加えたモデル

前節で述べたモデルに, 配偶者選択と配偶相手に対する好みの進化を導入する. この節で述べるモデルでは, (x_1, y_1)は雌の形質と配偶相手の好みを, (x_2, y_2)は雄の形質と配偶相手の好みを表すとする. また雄と雌が同数存在し, 雌雄同数の子供が生まれ, 交尾に際して配偶者の選択をするのは雌だ

けで，雄の好みは考えにいれないことにする．つまり雄は配偶者に対する好みの遺伝子をもっているが，それは発現せず子孫に伝わるだけであると考える．

ここで1匹の雌(x_1, y_1)について考えると，この雌が1匹の雄(x_2, y_2)と交尾する確率は$\phi(y_1 - x_2)$に比例すると仮定する．

雌の好みy_1と雄の形質x_2とが近いほど交尾しやすいことを表すため，ϕはガウス型の関数とする．1匹の雌(x_1, y_1)は，すべての雄の中のどれか1匹と必ず交尾するとすれば，この雌が雄(x_2, y_2)と交尾する確率は，

$$\frac{p(x_2, y_2, t)\phi(y_1 - x_2)}{\iint p(x_2, y_2, t)\phi(y_1 - x_2)\, dx_2\, dy_2}, \qquad (4)$$

となる．従って，(x_1, y_1)である全ての雌が(x_2, y_2)である雄と交尾をする回数は，雌$p(x_1, y_1)$に比例し，次式の$r(x_1, y_1, x_2, y_2, t)$で表される．

$$r(x_1, y_1, x_2, y_2, t) = p(x_1, y_1, t)\frac{p(x_2, y_2, t)\phi(y_1 - x_2)}{\iint p(x_2, y_2, t)\phi(y_1 - x_2)\, dx_2\, dy_2}. \qquad (5)$$

簡単のため，式(5)に従って交尾をした親からは，両親の中間の形質と好みを持つ子供が生まれるとし，突然変異によってガウス型の分布$\phi(x)\phi(y)$で広がりながら増加すると仮定す

ると，次世代に生まれてくる子供の分布は，次式のM(x，y)で表される．

$$M(x,y,t) = \iiiint r(x_1,y_1,x_2,y_2,t)\psi(x-\xi)\psi(y-\eta)\,dx_1\,dy_1\,dx_2\,dy_2, \qquad (6)$$

ただし，

$$\xi = \frac{x_1+x_2}{2}, \quad \eta = \frac{y_1+y_2}{2}.$$

である．この仮定は優勢-劣性遺伝の様な形質の発現様式にはそぐわないが，問題となっている形質が非常に多くの遺伝子の働きの総和として決定される様な場合には，自然な考え方である．

また競争の強さは配偶者選択の好みには依存せず，形質の違いだけで決まるとし，2節のモデルにならって競争過程をモデル化する．

$$\frac{\partial p(x,y,t)}{\partial t} = M(x,y,t)\left(1 - \frac{k(x) * \bar{p}(x,t)}{C}\right), \qquad (7)$$

ただし，

$$\bar{p}(x,t) = \int p(x,y,t)\,dy.$$

ここで，雌が自分と同じ形質のものだけを配偶者として選択する場合を考え，

$$\begin{aligned}\phi &= \delta(y_1 - x_2),\\ x_1 &= y_1,\\ x_2 &= y_2,\end{aligned}$$

とおくと，このモデルは配偶者選択のないモデルに帰着することに注意しておく．

4．配偶者選択を加えたモデルのシミュレーション

境界の影響を避けるため，(x, y)は20×20のトーラス状の領域でシミュレーションを行なった．

$\phi(x) = \exp\{-\gamma x^2\}$，$\phi(x) = a\exp\{-\alpha x^2\}$，$k(x) = b\exp\{-\beta x^2\}$，$a = 1$，$\alpha = 0.5$，$b = 0.05$，$\beta = 0.01$，$\gamma = 0.3$，$C = 1.0$とし，pの初期値としては，領域全体にランダムに分布させる場合と，1つの集団（種）が存在する場合を考えた．

生物が領域全体にランダムに分布した初期状態から出発す

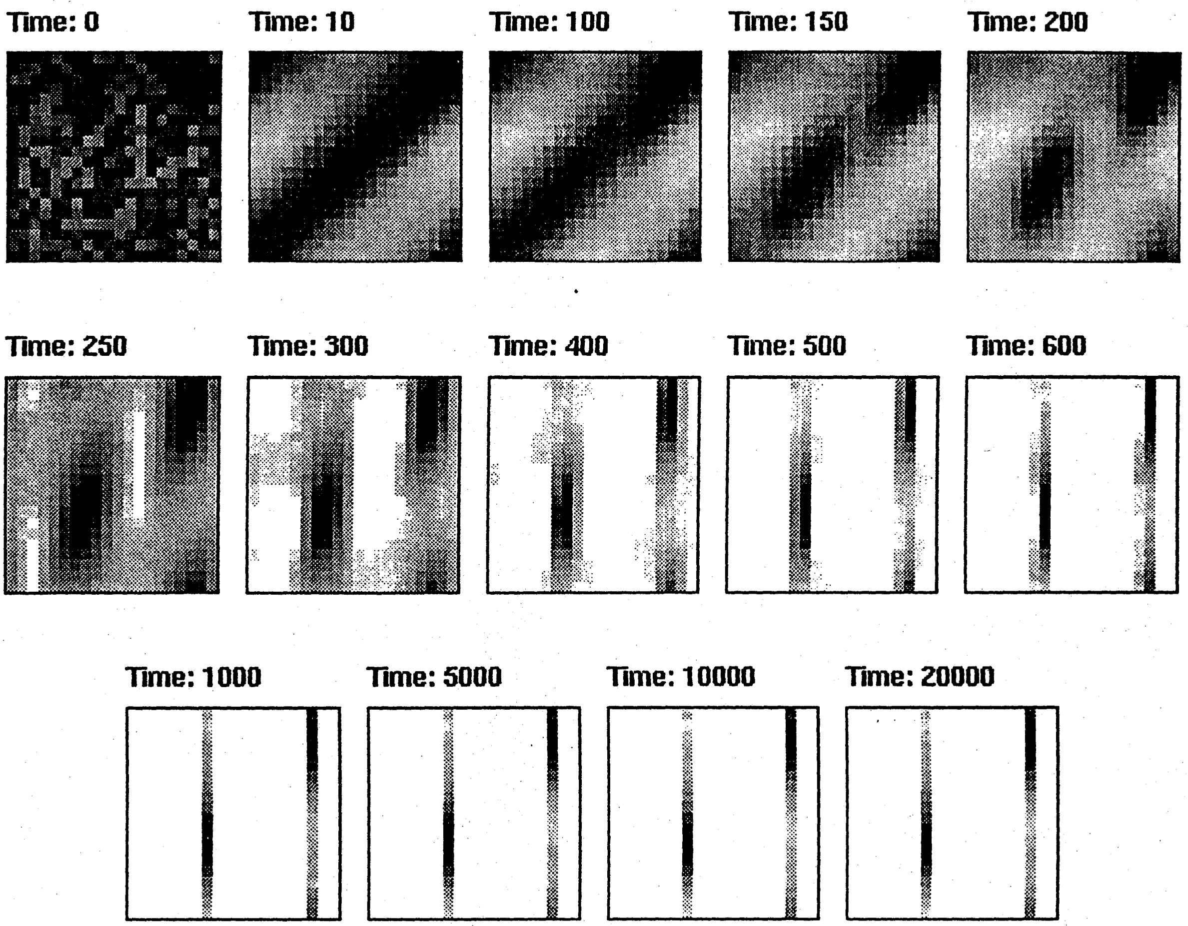

図 2　一様でランダムな状態から始めたシミュレーションの結果

横軸は形質（ニッチ），縦軸は配偶相手に対する好みである．まず自分と比較的似通った相手を配偶者として選ぶような生物が生き残り，つぎに二つの生物種が形成されている．

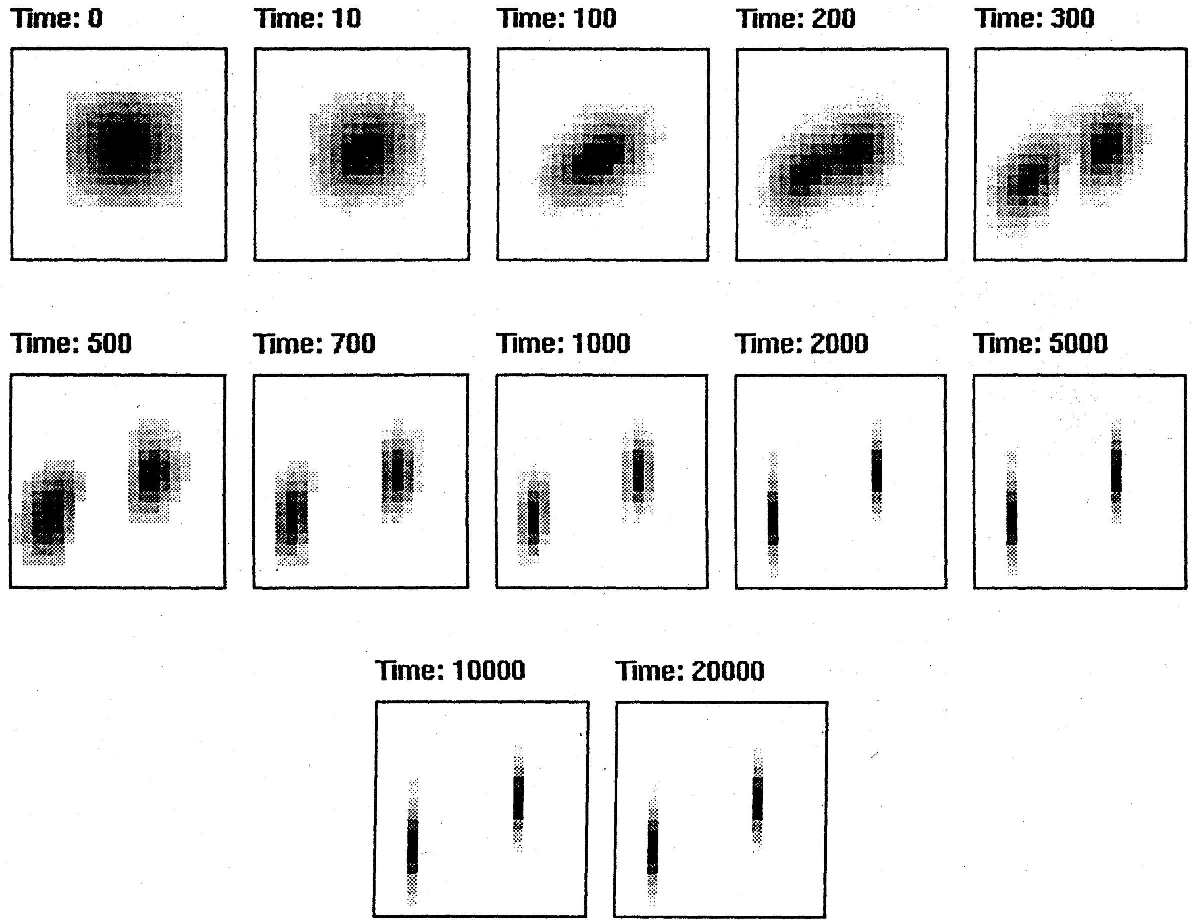

図 3　一つの種が存在する状態から始めたシミュレーションの結果

横軸は形質（ニッチ），縦軸は配偶相手に対する好みである．始め存在していた一つの種はやがて二種に分化する．

ると，先ず生物の分布は対角線付近に収束する．これは，自分と比較的似通った相手を配偶者として選ぶような生物が生き残ったことを示している．つぎに，この対角線上の一様分布にパターン形成が起こり，この場合は2個の生物種が形成されている(図2)．

最初一つの種が存在する場合のシミュレーションでは，先ず対角線方向に分布が広がり始め，やがて2種に分化していく様子が見られる(図3)．

5. 結論と考察

本研究で行ったシミュレーションでは，配偶者選択がない場合は種分化が起こらず，配偶者選択がある場合にのみ種分化が起こっている．これは始め1つであった集団が，突然変異である程度の広がりを持つようになると，集団の中心付近にいる個体は周りとの競争によって減少し，集団が分かれ始めると，離れた種の個体同士は交尾をしなくなるためであると考えられる．

しかしながら今回のモデルでは，子供は両親の形質の中点を中心とした分布をすると仮定しているだけで，遺伝子を考えていない．実際の生物では両親の中間の形質を持つ子供ができるのではなく，両親の各遺伝子の発現を総合した子供が

できるので，遺伝子の要素をモデルに入れる必要がある．

本研究の結果は，環境の影響や地形的な隔離などの外的要因を一切考慮に入れなくても，種間競争と配偶者選択と突然変異によって種分化が起こり得ることを示唆している．

種間競争と突然変異だけでは種分化は起こらないので，種分化の過程において，配偶者選択が必要条件になっているのではないだろうか．

文献

巌佐 庸　数理生物学入門，HBJ出版局，1990．